专题:土壤微生物组 Soil Microbiome

编者按 土壤中蕴藏的海量微生物,不仅是地球元素循环的引擎,而且是工农业生产、医药卫生和环境保护等领域的核心资源已经成为新一轮科技革命的战略高地,得到了世界各国政府的高度重视。2014年,中科院适时启动了"土壤微生物系统功能及其调控"战略性先导科技专项(B类),开展建制化的土壤微生物组研究,前瞻布局农业与资源环境领域面临的重大问题,聚焦提升我国在相关领域的国际竞争力和话语权。为此,本刊特组织策划"土壤微生物组"专题,总结专项近3年来的主要进展,旨在进一步推动我国地球科学、生命科学和农学的学科交叉发展新态势,在土壤微生物组的理论突破和应用示范方面实现跨越式发展。本专题由中科院城市环境所所长朱永官研究员指导推进。

# 中国土壤微生物组:进展与展望\*



朱永官<sup>1,2</sup> 沈仁芳<sup>3</sup> 贺纪正<sup>2</sup> 王艳芬<sup>4</sup> 韩兴国<sup>5,6</sup> 贾仲君

- 1 中国科学院城市环境研究所 厦门 361021
- 2 中国科学院生态环境研究中心 北京 100085
- 3 中国科学院南京土壤研究所 南京 210008
- 4 中国科学院大学 北京 100049
- 5 中国科学院沈阳应用生态研究所 沈阳 110016
- 6 中国科学院植物研究所 北京 100093

摘要 文章分析了国际土壤微生物组的研究现状和发展趋势,阐述了土壤微生物组研究的前沿科学问题,综述了中国土壤微生物组的主要科研进展,提出了中国土壤微生物组研究的机遇和挑战,探讨了土壤-微生物系统功能及其调控所需的主要技术手段与能力建设,期望通过"土壤-微生物系统功能及其调控"中科院战略性先导科技专项研究,为深度发掘土壤微生物组资源,定向调控土壤微生物组功能,解决我国经济社会发展面临的生态环境、农业生产及资源瓶颈等问题起到应有的贡献。

关键词 土壤微生物组,战略先导,科学问题,前沿展望

DOI 10.16418/j.issn.1000-3045.2017.06.002

微生物是地球最早出现的生命形式,这种简单而古老的生命决定了地球演化的方向和 进程,推动了土壤的发生和发育,孕育了人类的文明。事实上,土壤中蕴藏的巨大微生物 多样性,被称为地球关键元素循环过程的引擎,是联系大气圈、水圈、岩石圈及生物圈物 质与能量交换的重要纽带,维系着人类和地球生态系统的可持续发展。

近30年来,随着各种先进物理化学手段的出现,特别是高通量测序技术的指数式发

\* 资助项目: 中科院战略性 先导科技专项(B类)(XD B15000000)

修改稿收到日期: 2017年5 月3日



展,土壤微生物学成为地球科学与生命科学的新兴学科增长点和交叉前沿,蕴藏于土壤中的巨大微生物多样性被认为是地球元素循环的引擎,而每克土壤中数以亿万计的微生物中,高达99%的物种及其功能尚属未知,因此被称为地球"微生物暗物质"。这些海量的微生物与复杂的土壤环境总称为土壤微生物组(Soil Microbiome),是工农业生产、医药卫生和环境保护等领域的核心资源之一,已经成为新一轮科技革命的战略高地,得到了世界各国政府的高度重视。

## 1 土壤微生物组的功能

土壤微生物组是土壤中所有微生物及其栖息环境的 总称。土壤微生物组研究的核心内容是特定土壤中微生 物群落的协同演化规律及其环境功能。土壤微生物组的 功能与人类生产生活中的基本需求(如粮食生产、环境 保护和医药卫生等)密切相关。

(1)土壤微生物组是地球上最重要的分解者,具有 多重生态与环境功能。首先微生物是土壤-植物系统中生 源要素迁移转化的引擎,土壤中有机质的分解与积累,氮 素转化(包括生物固氮)等过程无不与微生物的活动密切 相关。这也是传统土壤微生物学研究的重点,这些研究主 要围绕元素转化速率、养分利用率、与相关土壤酶活性及 功能基因的关系等进行。事实上,土壤微生物组决定了氮 素转化及其有效性,如生物固氮、硝化作用和反硝化作用 的酶活性及其与相关微生物功能基因的关系等,在提高氮 素利用率和减少氮肥施用的负面环境效应方面发挥了重要作用。然而,已有的土壤微生物组研究大多基于单个过程 (例如硝化作用)及其相关微生物,只有从氮素循环全过程和其微生物组的角度来研究,才能掌握土壤中氮素转化的全貌并制定相应调控措施。

(2) 土壤微生物组是地球污染物消纳的净化器,通 过生物转化深刻影响土壤中污染物赋存的形态和归宿, 是土壤具有消纳污染物功能的关键。对于有机污染物而 言,通过微生物的代谢和共代谢过程,污染物得以转化 或彻底分解矿化。例如,通过稳定性同位素探针技术已 探明土壤中能够降解多环芳烃的微生物群落,特别是发 现一些尚未得到人工分离和培养的新型微生物类群[1],并 在堆肥系统发现了降解多环芳烃的重要功能微生物组[2]。 这些研究有利于探索新的代谢途径、发展更加高效的生 物修复技术,并可通过微生物改造优化为生物修复提供 理论和技术支持。微生物代谢也会影响金属和类金属污 染物毒性和生物有效性。比如,土壤中砷的氧化-还原和 甲基化等过程主要由微生物驱动[3]。通过添加有机质可以 改变土壤微生物群落、调控相关功能基因表达及其物理 化学条件,从而提高水稻土中砷的生物甲基化,缓解砷 的毒性或提高生物修复效率[4,5]。

(3)土壤微生物组是全球变化的调节器,通过影响元素生物地球化学过程,在很大程度上影响温室气体排放与消纳。土壤微生物组可能能够促进地球增温,如驱动生态系统温室气体排放,包括甲烷和氮氧化物。事

实上,每年全球湿地甲烷排放量高达上亿吨,而这些甲烷排放完全来自于微生物的作用。同时,温度升高可在一定程度促进土壤微生物组的活性,加速有机质的分解并向大气中释放更多的二氧化碳,形成全球升温的正反馈。此外,全球气候变化也可能促进植物群落更快地演化,改变凋落物的质量和数量,进而影响地下食物网的结构和功能。土壤微生物组也是氮氧化物排放的重要来源。据估算,全球每年氮肥投入量高达上亿吨,绝大部分氮肥以铵态氮的形式进入土壤后,必须在微生物的作用下才能完成氮循环维系地球生态系统的可持续发展。而这一过程中会产生大量的氧化亚氮和一氧化氮等温室气体并影响气候变化。在不同时空尺度上,特别是全球变化的重要模型中耦合土壤微生物组,将能更加准确地估算温室气体排放量及其全球增温效应,为发展更好的减排措施提供理论基础。

(4)土壤微生物组是维系陆地生态系统地上-地下 相互作用的纽带。土壤微生物组是陆地生态系统植物多 样性和生产力的重要驱动者,直接参与了植物获得养分 和土壤养分循环两个过程[6]。共生固氮菌、菌根真菌和根 际促生菌能够直接增强植物获得养分的能力。同时,土 壤微生物能够影响土壤养分循环过程, 提高土壤养分的 生物有效性,增加养分损失,间接改变植物养分的获得 量。虽然不少研究证明地下微生物在促进地上植物生长 方面的显著效果,但是由于理论和技术手段的限制,这 一效果至今尚未在农业上得以广泛应用。进一步深入研 究根系-微生物对话的信号基础与氮磷转化吸收、土壤-根 系-微生物协同作用机制与氮磷生物有效性、氮磷高效利 用的地上-地下生物功能调控与技术原理,可以有效解决 上述理论和技术方面的瓶颈问题。充分利用这些知识, 可以发挥土壤微生物组在改善植物营养、提高养分利用 率和降低化肥施用量方面的作用。

(5)土壤微生物组是活性物质的资源库,与人类健康息息相关。土壤微生物组中的有益生物可抑制人类和动植物致病菌增殖和传播,而土地利用方式的变化可通过改

变土壤微生物多样性来影响人类健康[7]。土壤微生物是重 要的次生代谢产物(如药物)的资源库,多数天然抗生素 来自于土壤微生物。1946年美国科学家赛尔曼·瓦克斯曼 从土壤链霉菌中发现了链霉素,并获得了1952年诺贝尔 奖。20世纪70年代中期,美国科学家威廉·坎贝尔和日本 科学家大村智发现了阿维菌素这一高效抗寄生虫药,并获 得了2015年诺贝尔奖。近年来,天然结构抗生素的发现 进入瓶颈期,随着微生物培养技术、宏基因组学及高通量 筛选方法的发展,人们再次将目光聚焦于从天然产物中发 现新型抗生素[8]。日本科学家从约1.4万种土壤微生物中 发现一种新兴天然抗生素 Lysocin E, 可有效杀死耐甲氧 西林金黄色葡萄球菌(MRSA)<sup>[9]</sup>;美国与德国科学家从 土壤微生物中筛选出一种新型抗生素 Teixobactin, 可杀死 多种病原菌,且细菌很难对该抗生素产生耐药性<sup>[10]</sup>。宏基 因组学技术是人们获得未可培养微生物资源的重要手段之 一,采用该技术,科学家们已经从土壤中获得多种新型抗 生素[8,11]。此外,土壤微生物还与人类健康直接相关,研 究表明土壤微生物可与人体皮肤微生物相互作用来影响人 体免疫系统,从而减少过敏的发生[12]。

## 2 土壤微生物组研究的国际发展趋势

20世纪90年代以来,土壤微生物组研究日新月异。 1997年,英国启动了"土壤生物多样性研究计划",组织120余位科学家参与并设置了30个研究项目,采用分子技术研究土壤生物多样性及其功能,特别是发展了稳定性同位素示踪复杂环境中生物标记物(PLFA/DNA/RNA)技术(Stable Isotope Probe),培养造就了一批迄今活跃在国际土壤生物学前沿的著名科学家,土壤生物多样性的重要性逐渐引起国际社会的关注(表1)。

我国科技主管部门长期以来高度重视土壤微生物相关研究。国家自然科学基金委2011年启动了相关重大项目,针对稻田土壤关键生物地球化学过程与环境功能,开展了土壤微生物生态学机理研究。2014年科技部启动了"973"基础性研究项目"作物高产高效的土壤微生物

#### 主导部门 启动年份 项目名称 美国国家自然科学基金委、美国农业部 1999 微生物观测与微生物相互作用及过程 国际生物多样性公约缔约方第6次会议 2002 正式提出了对土壤生物多样性进行保护和可持续利用 世界粮农组织 2002 土壤生物多样性研究议程 德国国家自然科学基金会 "土壤微生物催化能力和适应过程"战略优先发展重大研究计划 2003 德国国家自然科学基金会 2007 "土壤中生物地球化学界面"土壤生物战略优先项目 2008 美国国家自然科学基金委、法国国家科研署 土壤基因组研究计划 美国能源部 2010 微生物碳循环项目 欧盟委员会 2010 欧洲土壤生态功能与生物多样性指标项目 美国阿贡国家实验室 2011 地球微生物计划

表 1 国际土壤微生物相关研究项目

区系特征及其调控"。同年,中科院启动了"土壤-微生物系统功能及其调控"战略性先导科技专项,开展土壤微生物组研究。同时期,中科院和国家自然科学基金委也启动了"土壤生物学"学科发展战略研究项目。

2016年5月13日,美国总统科学技术政策办公室与相关政府机构和私人基金会共同颁布了一项新的国家计划——国家微生物组计划(National Microbiome Initiative)。这成为奥巴马政府在脑科学计划、精准医学计划和抗癌症计划后的又一个重大国家战略行动,代表着促进科技创新和经济增长的一个新领域。该计划的目标是研究不同环境中微生物组的功能及其利用前景,涵括人体、土壤、海洋、大气等环境中的全部微生物个体及其功能,为解决21世纪人类面临的农业、能源、环境、海洋和气候等重大问题提供新的思路和途径。该计划首次把微生物研究提高到国家战略地位,表明微生物组研究已经成为新一轮国际科技革命的战略高地。

## 3 土壤微生物组的前沿科学问题

国际土壤微生物组学面临的前沿科学问题可概括 为4个主题:土壤微生物多样性形成与维持机制、土壤 元素循环的微生物驱动机制、微生物组的资源与环境功 能和土壤微生物组的新技术及其应用。其中包含的具体 科学问题详述如下。

#### 3.1 土壤微生物多样性的形成与维持机制

(1)土壤微生物多样性的理论与认知。主要包括: 土壤中微生物分类,土壤中是否存在目前尚未认知的第4 域的微生物类群;土壤中微生物的数量及多样性测度; 土壤微生物遗传多样性及其代谢多样性的测度与评价。

(2)土壤微生物多样性的起源与演化。主要包括: 土壤中微生物是如何起源和演化的;土壤微生物的地理 分布格局及其驱动机制;土壤的发生、发育与形成过程 及其与土壤微生物多样性演化的相互作用规律;在地质 尺度下土壤微生物多样性的演替规律及其环境驱动机 制;土壤微生物组/植物微生物组的相互作用及其共进化 机理。

(3)土壤微生物多样性的共存机制。主要包括土壤空间环境下的物质运动规律与生命活动规律是什么?当代环境条件和历史进化因素对土壤微生物空间分布的贡献在不同空间尺度、生态系统类型下有何异同?是否存在统一的理论能够定量/定性准确描述土壤微生物多样性的共存与维持机制?具体的科学问题包括:为什么土壤中存在如此多的微生物类群;土壤生境的异质性、资源多样性、生态位分化及其与微生物多样性之间的关系;进化生物学理论是否可解释微生物的共存与维持机制;生态学基本理论

如"物种-面积关系""距离-衰减模式"及竞争排斥等理论在土壤微生物学研究中的适用性问题。

#### 3.2 土壤元素循环的微生物驱动机制

- (1)土壤关键元素循环的微生物作用机理。相关研究主要围绕:土壤碳素循环的微生物作用机理;土壤氮素循环的微生物作用机理;土壤氮素循环的微生物作用机理;土壤磷转化的微生物作用机理;土壤碳、氮、磷转化的微生物关联机制及其微生物组特征;土壤中大量元素与微量元素的微生物耦合循环机理;土壤关键元素微生物过程的生态计量化学特征及规律。
- (2)土壤关键过程的微生物生理驱动机制。所涉及的主要研究方向包括:主要土壤微生物类群的生理功能及其生态位分异规律;土壤化学界面的热力学过程及其微生物驱动机制;土壤团聚体形成与演化的微生物驱动机制;土壤有机质周转速率及世代更新的微生物作用机理;土壤微生物过程的尺度效应及其环境功能。
- (3)土壤微生物组功能变异的环境驱动机制。主要围绕以下内容展开:主要类型土壤微生物组对水分、温度和氧气等环境要素的适应与响应机制;土壤微生物个体、种群、群落与微生物组的世代交替时间及其环境驱动机制;土壤微生物个体、种群、群落与土壤微生物组功能表征及其相互作用规律;土壤微生物组对人为活动干扰如抗生素和污染物的适应及响应机制;不同地理格局下同一土壤微生物组的环境适应机制;不同时空尺度下土壤元素循环的微生物过程及其主控环境驱动要素。

## 3.3 土壤微生物组的资源与环境功能

- (1)土壤微生物组的资源潜力。主要着力点包括: 土壤微生物个体细胞筛选、富集、培养及其在医疗健康、工业生产和农业应用中的理论研究瓶颈;极端土壤环境,如极度干旱、嗜盐、嗜碱和嗜酸土壤微生物资源发掘;土壤益生菌、病原菌及主要功能类群微生物快速检测与监测的理论基础;废弃物资源化的微生物降解与利用的理论基础。
- (2)土壤微生物组介导的地上-地下耦联机制。主要研究方向包括:土壤微生物多样性对地上部生态系统

结构与功能稳定性的维持机制;土壤-根系-微生物界面的 重要信号物质类型、释放特征、作用机制和调控网络; 重要信号物质对根际氮、磷供应和吸收的作用机制;主 要作物根际微生物多样性及其对根际土壤氮磷转化过程 的调控机制;根际激发效应对土壤氮磷积累与转化的生 物调控机制;土壤氮磷高效供应的根际微生物调控技术 原理。

(3)土壤微生物介导的食物网络结构及功能。主要研究方向包括:土壤食物网结构与功能维持稳定性的微生物作用机理;微生物-动物-植物界面的物质和能量转化过程;土壤-根系-微生物界面氮、磷养分转化的协同作用机制。

## 3.4 土壤微生物组的新技术及其应用

- (1)土壤微生物组学技术。包括:土壤微生物单分子技术、单细胞技术以及各种土壤微生物分子标记物技术;土壤微生物基因组、转录组、蛋白组、代谢组和脂质组技术及其关联耦合机理;土壤微生物功能组学技术;组学技术及其在土壤微生物多样性研究中的应用;基于土壤属性的物理-化学-微生物专题数据库整合分析平台。
- (2)土壤微生物组原位表征技术。包括:基于单细胞筛选的土壤生物功能组学分析平台;同位素示踪土壤微生物分子标记物的原位表征技术;土壤微生物功能原位观测技术,如现代质谱和成像技术等在不同尺度连续动态监测土壤微生物生理生态过程及其环境效应;代表自然环境梯度和控制实验的土壤微生物学野外联网综合研究平台。
- (3)土壤微生物组资源调控技术。主要相关技术包括:现代分子技术与传统土壤微生物资源发掘方法的比较研究;土壤微生物及其活性化合物的高通量筛选与功能分析技术;海量土壤微生物资源保存、利用与评价;土壤微生物数据库的构建及其标准化体系;合成土壤微生物组学技术及其在医疗健康、工业生产和农业发展方面的应用。

## 3.5 小结

以上前沿科学问题与 21 世纪人类面临的健康、农业、生态、环境、气候和粮食安全等重大问题密切相关,前瞻部署并集中力量实现重点突破,不仅有利于我国在土壤微生物学及相关领域实现跨越发展,在国际土壤微生物组研究领域占据一席之地,也将为我国经济社会、生态环境保护和农业可持续发展起到重要推动作用。

## 4 我国土壤微生物组的主要进展

过去 10 多年来,我国相关部门高度重视土壤微生物组研究,国家自然科学基金委部署了土壤微生物组的重大项目,科技部和农业部等部委相继设立了一系列土壤微生物相关的国家级项目,显著推动了我国土壤微生物组研究,特别是先进的分子技术在土壤微生物研究方面得到广泛应用,在研究方法方面取得了跨越式发展,已经形成了土壤微生物数量、组成与功能研究的基本技术体系。在研究内容方面以前所未有的广度和深度拓展,超越了传统细菌、真菌和放线菌的表观认识,围绕土壤微生物组的作用机理,在土壤氮素转化、土壤温室气体排放、土壤有机质的周转与肥力演变、根际微生物生态及其调控原理、土壤矿物表面与微生物相互作用机理、土壤污染物的微生物降解过程等方面取得了显著的进展<sup>[13]</sup>。

2014年6月,中科院启动了"土壤-微生物系统功能及其调控"战略性先导科技专项(以下简称"土壤微生物专项"),聚焦土壤养分转化的微生物驱动机制,瞄准养分利用率提升的国家重大需求,依托中科院建制化的土壤微生物研究队伍,联合国内著名科研机构,系统研究我国主要农田、草地与森林系统土壤微生物的组成与格局、活性与功能及其地上-地下生态系统协同调控机理(图1),发展土壤生物系统功能及其调控的评价模型,提升对我国农、林、草土壤微生物资源的认知水平及可持续利用的调控能力,使我国土壤微生物组研究取得重大创新突破和集群优势并进入国际先进行列。

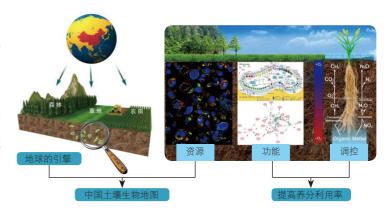


图1 中国土壤微生物组研究目标和内容示意图(土壤-微生物系统功能及其调控)

如图 1 所示, 土壤微生物专项围绕"资源""功能""调控"三大任务和新技术、新方法探索, 集科技攻关、人才培养和平台建设于一体, 通过长期持续攻关, 在四大方面, 取得了明显进展并产生了重要的国际影响。

## 4.1 土壤微生物分布格局及其驱动机制

已完成对中国典型农田、草地和森林的土壤采样工作,行程超过8000余公里,取得以下4方面成果。

- (1)评价了当代环境与历史因素对土壤微生物群落空间分布格局的影响规律,揭示了沿纬度及海拔梯度微生物多样性与植物多样性不同的分布模式<sup>[14]</sup>。发现在长期施肥管理下,历史因素在农田土壤微生物空间分布中发挥了更加重要的作用<sup>[15]</sup>。
- (2)揭示了土壤微生物地理分异规律的环境驱动机制,发现土壤pH能够最大程度解释土壤微生物变异规律,包括微生物类群变异(整体群落和特异功能类群<sup>[16]</sup>)、空间尺度变异(水平梯度和垂直梯度<sup>[17]</sup>)、生态系统变异(自然和干扰生态系统<sup>[18]</sup>)。在高寒地带,有机碳含量则能更好地解释青藏高原土壤微生物分布格局<sup>[19]</sup>。
- (3)阐明了全球变化下土壤微生物群落的演替和维持机制。发现在10年尺度下每增温4℃可导致微生物演替速率提高2倍<sup>[20]</sup>,人类活动和全球变化对土壤微生物的影响和改变很可能是源于随机性过程而非确定性过程,在多数情景下(11/16),随机过程的重要性超过

50%<sup>[21]</sup>

(4)定量了干旱程度对土壤微生物群落分布的影响规律,分析了干旱程度驱动下土壤细菌群落的变化规律,解析了其在导致生态系统氮素循环发生根本性变化过程中的重要作用。发现北方草地区域氮循环在干燥度 *AI*=0.32 处存在拐点,对干旱程度呈非线性响应。而在干旱区域(*AI*<0.32),土壤硝化细菌和反硝化细菌数量随干燥度指数增加而增加,在季度干旱条件下土壤微生物多样性剧烈下降<sup>[22,23]</sup>。

## 4.2 土壤生物地球化学循环的微生物过程

- (1)在土壤氮素转化的微生物驱动机制方面,产生了重要国际影响。基于高被引核心论文的数量及其作者贡献,2015中美科研实力的研究前沿分析表明,生态学和环境科学领域全球共计11个国际前沿中,我国人选3个,而土壤微生物专项在氨氧化古菌和细菌群落研究的贡献度和引领度方面,位居全球前3位。土壤微生物专项的研究发现厌氧氨氧化不仅是湿地和土壤系统中的重要过程<sup>[24]</sup>,而且是稻季土壤氮素损失的重要途径<sup>[25,26]</sup>,其中根际氮损失是发展氮肥高效利用技术的热点微域,同时发现了厌氧氨氧化与铁氧化还原的耦合机制<sup>[27]</sup>。
- (2)在土壤碳转化的微生物驱动机制方面,比较了拥有6300年历史的新石器时代水稻土和现代水稻土,发现长期耕作导致土壤微生物结构发生明显改变,但长期的水稻耕作使得稻田微生物向功能均质化演化,特别是土壤营养元素生物地球化学循环相关的生态功能,有利于增强土壤活性和加快养分转化,提高水稻产量<sup>[28]</sup>。进一步研究还发现高浓度甲烷刺激下,干湿交替水稻土能够氧化低浓度大气甲烷,而传统甲烷氧化菌在其中发挥了重要作用<sup>[29]</sup>。以上研究成果为开展野外田间观测实验,准确估算我国温室气体排放清单提供了重要的理论依据。

## 4.3 地上-地下生物协同调控与氮、磷高效利用

(1)发现硝化过程中存在完整的群体感应系统且产 生一个结构未被报道的高丝氨酸内酯信号分子,该信号

- 分子能够促进亚硝酸盐的吸收及转化<sup>[30]</sup>;鉴定了一种新型的生物硝化抑制剂1,9-癸二醇,该物质含量与水稻根际硝化能力、铵态氮吸收速率、铵态氮偏好显著相关<sup>[31]</sup>。
- (2)定量分析了典型农田土壤碳、氮转化微生物群落演替及功能基因对气候条件变化的响应机制,揭示了通过长期施用有机肥促进红壤大团聚体中线虫-微生物的交互作用,从而提高氮素转化能力的机制<sup>[32]</sup>。
- (3)发现中速周转碳库比快速周转碳库对升温更敏感<sup>[33]</sup>,揭示了在潮土实施免耕耕作可维持较高丛枝菌根真菌多样性、侵染率和玉米磷利用效率,证明高磷土壤接种丛枝菌根真菌降低了蔬菜对磷肥的需求量<sup>[34]</sup>,发现"高磷育苗、低磷种植"也可显著降低菜地磷肥施用量<sup>[35]</sup>。
- (4)筛选出不同氮效率和磷效率的水稻品种,初步揭示通过气孔调控,可以提升水稻碳同化能力和蒸腾拉力,进而促进氮、钾养分增效的分子调控模式;揭示了水稻根系质子分泌、脱落酸(ABA)含量和生长素转运速率是应答土壤水磷匮缺环境的核心,优化施磷与水分调控耦合能促进水稻根系下扎、提高磷素利用率<sup>[36]</sup>。
- (5)发现 *GmEXPB2* 基因通过影响根瘤侵染率和根毛及侧根量提高大豆结瘤数和根瘤大小,从而控制固氮效率<sup>[37]</sup>,而一氧化氮和乙烯在植物再利用磷中能够发挥重要作用<sup>[38,39]</sup>。

## 4.4 土壤微生物研究的新技术及应用

- (1)开发了稳定性同位素示踪土壤微生物组标记物方法。建立了稳定性同位素示踪土壤微生物各种分子标记物,如氨基糖(AA)、磷脂脂肪酸(PLFA)和DNA/RNA。高通量测序微生物多样性的技术平台,为国内外上百个科研用户提供了实质性支撑。组织相关技术研讨会暨培训班12次,共计16个国家/地区的上千名青年科研人员参与活动。打造了国际一流的土壤微生物功能研究平台,也为地质、海洋和污染等相关领域的微生物功能研究提供了重要支撑。
- (2)在国际上首次实现了纳升级别的单细胞扩增体系,降低成本100倍;构建了首台基于拉曼光谱的

活体单细胞筛选设备,申报了相关专利,获得相关机构 400 万元的投资推广。

- (3)创新了土壤微生物组研究的新理念,开发了土壤-微生物-植物系统中碳、氮耦合研究的技术平台,在土壤学权威刊物 Plant Soil 出版了"土壤-植物系统中的微生物生态"专辑(2015年)。揭示了典型水稻土微生物介导土壤食物网结构;提出了全转录组水平的微生物群落管理分析理念,阐明了水稻土氧化2%超低浓度甲烷的微生物过程机制。实现了单一微生物向微生物组研究的转变。
- (4)初步建立了土壤属性空间数据库与土壤微生物组整合分析平台,为深度发掘与调控土壤微生物组资源提供了关键平台。

#### 4.5 小结

中国土壤微生物组的研究已经成为国际上一支不可或缺的重要力量,迄今发表论文200余篇,其中约1/3发表在土壤学、微生物学、生态学、农学和全球变化等学科的权威期刊,在包括Nature Communications和PNAS等综合性刊物发表了系列论文,产生了重要的国际影响。

美国地球微生物计划首席科学家认为中国土壤微生物组研究将可能改变国际土壤微生物组研究的世界格局。目前,我国科学家正在牵头组织将于2017年10月在南京召开的"第二届全球土壤生物多样性大会"(GSBC2)。

## 5 土壤微生物组功能研究的目标和能力建设

土壤微生物组的研究依赖于跨学科交叉的理念和先进技术的支撑。未来(2025年前后)我国土壤微生物组的战略目标主要有:绘制主要生态系统土壤微生物资源图,建立国际一流的环境格局-土壤微生物组整合分析数据库和平台;研究土壤微生物组的形成与演化、关键物质与能量循环的微生物机制、土壤微生物组资源发掘与定向调控,突破地球科学和生命科学交叉前沿的重大问题,为解决21世纪我国面临的农业、能源、医疗和工业

相关的重大问题提供支撑。

土壤微生物组服务于人类生产生活和经济社会发展是其永恒不变的主题。土壤微生物组的研究已经超越了单一微生物、单一土壤要素、单一微观过程的传统理念,而是将微生物群落及其栖息环境的相互作用作为一个整体,从地球科学的宏观角度调控土壤过程的农业和生态环境功能,从分子生物学的微观尺度发掘海量微生物资源在医疗健康、工业生产等方面的巨大潜力。因此,功能研究是新形势下土壤微生物组能力建设的核心,其主要技术路径和能力建设包括以下6方面。

- (1)土壤微生物组与医疗健康。土壤是微生物资源的最大源和汇,蕴藏着难以估量的活性物质,这些微生物在医药卫生、畜牧饲料、农化用品等方面具有广阔的应用前景。美国科学家瓦克斯曼创新了微生物分离培养技术,发现了活性物质链霉素,首先定义了抗生素(antibiotic)的基本概念,成为第一位获得诺贝尔奖的土壤学家;而日本科学家大村智则从土壤微生物中发现了伊维菌素活性物质,在治疗河盲症和象皮病方面发挥了巨大作用,并于2015年获诺贝尔奖;与此同时,我国土壤微生物资源及其活性化合物资源挖掘亟需跨学科人才与平台建设。
- (2)土壤微生物组与农业生产。我国用世界 7%的 耕地面积养育了世界 21%的人口,这必然导致大量的农 药、化肥和资源投入,进而导致土壤资源退化与污染, 土壤微生物在养分循环与供应过程中发挥了决定性的作 用。2013年12月,美国政府出版了《微生物养活世界》 一书,强调土壤微生物调控能够实现作物增产 20%,减 少 20%的化肥与杀虫剂的农业投入,是未来环境友好、 经济可行的绿色农业新出路。美国孟山都农业生物技术 公司也正在开发相关微生物组制剂,旨在改变传统的农 业增产模式,由地上部分植物农业性状改良的单一研究 和生产,扩展到地下微生物功能研究,以提高土壤肥力 和生产力。我国亟需结合中国特色现代化农业开展土壤 微生物组相关研究,为创新驱动我国农业经济发展提供

智力支撑。

(3)土壤微生物组与环境保护。土壤污染是一个世界性环境问题,是人类社会可持续发展的最大挑战。土壤微生物组通过自身的生命代谢活动(如分泌有机物质以络合/沉淀重金属,分泌胞外酶以降解/转化有机污染物),使被污染土壤部分(或完全)恢复到污染前状态。土壤微生物组被认为是土壤污染生物诊断与生态风险评价的指标,而土壤微生物组-植物-物理化学联合修复技术,被认为是土壤污染环境修复的绿色途径,是社会经济可持续发展的必然需求。我国亟需在污染物降解微生物资源及其下游应用方面加大投入,为推动生态文明建设保驾护航。

(4)土壤微生物组与全球变化。陆地表层系统中 几乎所有的温室气体排放过程,包括二氧化碳、甲烷和 氧化亚氮,均与土壤微生物密切相关。土壤微生物组事 实上被认为主导了温室气体产生和氧化过程。据估算, 我国旱地土壤每年大气甲烷氧化量高达4700万吨,而美 国科学家曾报道我国水稻田甲烷排放量为大约每年1亿 吨。产甲烷古菌、甲烷氧化菌、硝化微生物和反硝化微 生物则形成了互有联系、密不可分的土壤微生物组,在 控制土壤温室气体排放方面发挥着重要作用。因此,深 入解析土壤温室气体产生与氧化的微生物过程,将为准 确估算我国温室气体甲烷源和汇的强度以应对国际间气 候变化履约,提供重要的科学数据支持。

(5)土壤微生物组与跨学科研究。土壤微生物组本身是一门交叉学科,它的诞生和涌现得益于先进的分子生物学、物理学、化学、计算科学和信息学等学科的快速发展和交叉融合。例如,土壤微生物学与物理学交叉可为解答土壤结构的形成与演化机制提供重要线索,与化学交叉则推动了对土壤元素转化规律的深入理解,与矿物学交叉则为阐明地球生物成矿过程提供了新的视角,与地理学交叉则能够更好理解地球表层系统关键过程及地理分布格局。以土壤微生物组为牵引的跨学科交叉研究,从系统的角度为生命科学和环境可持续发展理

论与实践提供重要的源动力,已经成为主要发达国家科 学前沿战略高地。

(6)土壤微生物组与联网平台。受理论和技术的制约,以及长期以来对土壤微生物组原位研究的关注缺失,我国土壤微生物组野外实验平台的建设相对滞后,迄今尚无相关的专门实验室,更缺乏长期开展土壤微生物组联网研究的野外实验平台,极大地限制了土壤微生物组资源的收集、挖掘与利用。结合我国已有野外长期定位试验站的积累与经验,建设土壤微生物组联网监测与示范研究平台,将能通过"空间换时间",在更大时间和空间尺度认知土壤微生物组从哪里来、到哪里去,更好地把握不同类型和尺度下土壤微生物组的结构与功能,提高生态系统尺度转化研究的可靠性,准确认知土壤微生物组功能的尺度效应,造福人类并推动社会经济发展。

## 6 结语

土壤、水、大气被认为是人类生存与发展的核心资源。然而,传统的土壤微生物组研究主要服务农业生产,随着社会经济的快速发展,特别是近30年来,学术界对土壤微生物组的理论认知发生了翻天覆地的变化,其应用前景得到了各国政府的高度重视,成为新一轮科技革命的战略制高点之一。目前,国际土壤微生物组的多样性、描述性研究已臻成熟,相关研究面临着从数量向质量转变的历史机遇和挑战。

在新技术发展日新月异的国际环境下,通过整合不同学科优势力量,强化不同学科交叉研究,发挥建制化的集成攻关优势,创新土壤微生物组方法体系,破译土壤微生物组起源与演化的基本理论,发挥土壤微生物组在合成生物学、合成生态学等学科发展和应用中的基础性地位,积极推动并参与重大国际合作项目或政府间行动计划,在夯实学术实力的同时增强我国科学家的国际话语权和影响力,将能促进我国在地球科学、生命科学和农学等相关领域的理论突破,实现土壤微生物组知识

积累和应用示范的跨越式发展。

(相关图片请见封二)

## 参考文献

- 1 Jones M D, Crandell D W, Singleton D R, et al. Stableisotope probing of the polycyclic aromatic hydrocarbondegrading bacterial guild in a contaminated soil. Environmental Microbiology, 2011, 13(10): 2623-2632.
- 2 Peng J, Zhang Y, Su J, et al. Bacterial communities predominant in the degradation of <sup>13</sup>C<sub>4</sub>-4,5,9,10-pyrene during composting. Bioresource Technology, 2013, 143: 608-614.
- 3 Zhu Y G, Yoshinaga M, Zhao F J, et al. Earth abides arsenic biotransformations. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 2014, 42(1): 443-467.
- 4 Jia Y, Huang H, Zhu Y G, et al. Arsenic uptake by rice is influenced by microbe-mediated arsenic redox changes in the rhizosphere. Environmental Science & Technology, 2014, 48(2): 1001-1007.
- 5 Jia Y, Huang H, Zhong M, et al. Microbial Arsenic Methylation in Soil and Rice Rhizosphere. Environmental Science & Technology, 2013, 47(7): 3141-3148.
- 6 沈仁芳, 赵学强. 土壤微生物在植物获得养分中的作用. 生态学报, 2015, 35(20): 6584-6591.
- 7 Wall D H, Nielsen U N, Six J. Soil biodiversity and human health. Nature, 2015, 528(7580): 69-76.
- 8 Harvey A L, Edrada-Ebel R, Quinn R J. The re-emergence of natural products for drug discovery in the genomics era. Nature Reviews Drug Discovery, 2015, 14(2): 111-129.
- 9 Hamamoto H, Urai M, Ishii K, et al. Lysocin E is a new antibiotic that targets menaquinone in the bacterial membrane. Nature Chemical Biology, 2015, 11(2): 127-168.
- 10 Ling L L, Schneider T, Peoples A J, et al. A new antibiotic kills pathogens without detectable resistance. Nature, 2015, 517: 455-455.

- 11 Taylor P L, Rossi L, Pascale G, et al. A forward chemical screen identifies antibiotic adjuvants in *Escherichia coli*. ACS Chemical Biology, 2012, 7(9): 1547-1555.
- 12 Hanski I, Hertzen L, Fyhrquist N, et al. Environmental biodiversity, human microbiota, and allergy are interrelated.

  Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(21): 8334-8339.
- 13 宋长青, 吴金水, 陆雅海, 等. 中国土壤微生物学研究10年回 顾. 地球科学进展, 2013, 28(10): 1087-1105.
- 14 Shen C, Liang W, Shi Y, et al. Contrasting elevational diversity patterns between eukaryotic soil microbes and plants. Ecology, 2014, 95(11): 3190-3202.
- 15 Ge Y, He J Z, Zhu Y G, et al. Differences in soil bacterial diversity: driven by contemporary disturbances or historical contingencies? The ISME Journal, 2008, 2(3): 254-264.
- 16 Feng Y, Grogan P, Caporaso J G, et al. pH is a good predictor of the distribution of anoxygenic purple phototrophic bacteria in Arctic soils. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 74: 193-200.
- 17 Shen C, Xiong J, Zhang H, et al. Soil pH drives the spatial distribution of bacterial communities along elevation on Changbai Mountain. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 57: 204-211.
- 18 Xiang X, Gibbons S M, Yang J, et al. Arbuscular mycorrhizal fungal communities show low resistance and high resilience to wildfire disturbance. Plant and Soil, 2015, 397(1): 347-356.
- 19 Liang Y, Jiang Y, Wang F, et al. Long-term soil transplant simulating climate change with latitude significantly alters microbial temporal turnover. The ISME journal, 2015, 9(12): 2561-2572.
- 20 Chu H, Sun H, Tripathi B M, et al. Bacterial community dissimilarity between the surface and subsurface soils equals horizontal differences over several kilometers in the western Tibetan Plateau. Environmental Microbiology, 2016, 18(5): 1523-1533.

- 21 Zhang X, Johnston E R, Liu W, et al. Environmental changes affect the assembly of soil bacterial community primarily by mediating stochastic processes. Global Change Biology, 2016, 22(1): 198-207.
- 22 Wang C, Wang, X, Liu D, et al. Aridity threshold in controlling ecosystem nitrogen cycling in arid and semi-arid grasslands. Nature Communications, 2014, 5: 4799.
- 23 Wang G, Liu J, Yu Z, et al. Unique distribution of cyanobacterial podoviruses and their potential hosts in a paddy field of northeast China. FEMS Microbiology Ecology, 2014, 90(1): 331-334.
- 24 Zhu G, Wang S, Wang W, et al. Hotspots of anaerobic ammonium oxidation at land-freshwater interfaces. Nature Geoscience, 2013, 6(2): 103-107.
- 25 Nie S A, Li H, Yang X, et al. Nitrogen loss by anaerobic oxidation of ammonium in rice rhizosphere. The ISME Journal, 2015, 9(9): 2059-2067.
- 26 Yang X R, Li H, Nie S A, et al. Potential contribution of anammox to nitrogen loss from paddy soils in Southern China. Applied and Environmental Microbiology, 2015, 81(3): 938-947.
- 27 Ding L J, Su J Q, Xu H J, et al. Long-term nitrogen fertilization of paddy soil shifts iron-reducing microbial community revealed by RNA-<sup>13</sup>C-acetate probing coupled with pyrosequencing. The ISME Journal, 2015, 9(3): 721-734.
- 28 Zhu Y G, Su J Q, Cao Z, et al. A buried Neolithic paddy soil reveals loss of microbial functional diversity after modern rice cultivation. Science Bulletin, 2016, 61(13): 1052-1060.
- 29 Cai Y, Zheng Y, Bodelier P L E, et al. Conventional methanotrophs are responsible for atmospheric methane oxidation in paddy soils. Nature Communications, 2016, 7: 11728.
- 30 Gao J, Ma A, Zhuang X, et al. An N-acyl homoserine lactone synthase in the ammonia-oxidizing bacterium nitrosospira multiformis. Applied and Environmental Microbiology, 2014, 80(3): 951-958.

- 31 Sun L, Lu Y, Yu F, et al. Biological nitrification inhibition by rice root exudates and its relationship with nitrogen-use efficiency. New Phytologist, 2016.
- 32 Jiang Y, Jin C, Sun B. Soil aggregate stratification of nematodes and ammonia oxidizers affects nitrification in an acid soil. Environmental Microbiology, 2014, 16(10): 3083-3094.
- 33 Lin J, Zhu B, Cheng W. Decadally cycling soil carbon is more sensitive to warming than faster-cycling soil carbon. Global Change Biology, 2015, 21(12): 4602-4612.
- 34 Xu P, Liang L Z, Dong X Y, et al. Response of soil phosphorus required for maximum growth of asparagus officinalis 1. to inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi. Pedosphere, 2014, 24(6): 776-782.
- 35 Liang L Z, Qi H J, Xu P, et al. High phosphorus at seedling stage decreases the post-transplanting fertiliser requirement of cucumber (*Cucumis sativus* L.). Scientia Horticulturae, 2015, 190: 98-103.
- 36 He Y, Wu J, Lv B, et al. Involvement of 14-3-3 protein GRF9 in root growth and response under polyethylene glycol-induced water stress. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(8): 2271-2281.
- 37 Li X, Zhao J, Tan Z, et al. GmEXPB2, a cell wall β-expansin, affects soybean nodulation through modifying root architecture and promoting nodule formation and development. Plant Physiology, 2015, 169(4): 2640-2653.
- 38 Zhu C Q, Zhu X F, Hu A Y, et al. Differential effects of nitrogen forms on cell wall phosphorus remobilization are mediated by nitric oxide, pectin content, and phosphate transporter expression. Plant Physiology, 2016, 171(2): 1407-1417.
- 39 Zhu X F, Zhu C Q, Zhao X S, et al. Ethylene is involved in root phosphorus remobilization in rice (*Oryza sativa*) by regulating cell-wall pectin and enhancing phosphate translocation to shoots. Annals of Botany, 2016.

## **China Soil Microbiome Initiative: Progress and Perspective**

Zhu Yongguan<sup>1,2</sup> Shen Renfang<sup>3</sup> He Jizheng<sup>2</sup> Wang Yanfen<sup>4</sup> Han Xingguo<sup>5,6</sup> Jia Zhongjun<sup>3</sup>

- (1 Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences, Xiamen 361021, China;
- 2 Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China;
  - 3 Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;
    - 4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;
  - 5 Instituite of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China;
    - 6 Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract In the past three decades, soil microbiology has emerged as a hotspot for transdisciplinary integration of earth science and life science. The remarkable diversity and vast number of microbes in soil are termed microbial engine being primarily responsible for the global cycling of the key elements on earth. Ironically, it is estimated that the majority of these tiny organisms remains unknown, and these untapped resources are defined as microbial dark matters. Collectively, these countless microbes and their physiochemical soil environments are considered as soil microbiome, which has attracted huge attention across a wide range of fields including sustainable agriculture, high-tech industry, environment protection, and medicine science. In fact, soil microbiome is being recognized as one of the strategic high ground of a new round of science and technology revolution. This review summarizes the progress of soil microbiome, outlines the key scientific questions, synthesizes the major advances of China Soil Microbiome Initiative, highlights the challenges and opportunities ahead of soil microbiomes in China, and concludes with capacity building through various pathways to advance soil microbiomes researches.

Keywords soil microbiome, strategic outline, scientific question, vision perspective

朱永官 中科院城市环境所所长、研究员。长期从事环境土壤学和生物地球化学研究,曾获国家自然科学奖二等奖 (排名第一)和发展中国家科学院(TWAS)科学奖。2002年获得国家杰出青年基金。先后主持国家自然科学重大项目、中科院知识创新工程重大项目和战略性先导专项(B类)等项目。曾任联合国原子能机构科学顾问,现任国际科学理事会"城市环境与健康"国际计划科学委员会委员,以及多个国内外学术期刊的主编、副主编和编委。研究成果先后得到Science、Nature等刊物的专文评述和报道。E-mail: ygzhu@iue.ac.cn

Zhu Yongguan Professor of Soil Environmental Sciences and Biogeochemistry, and the director general of the Institute of Urban Environment, Chinese Academy of Sciences (CAS). Professor Zhu is a leader in taking multi-scale and multi-disciplinary approaches to soil and environmental problems, for his systematic contribution to the understanding of the dynamics of arsenic in soil-plant systems and human health impacts. He is a scientific committee member for the ICSU program on Human Health and Wellbeing in Changing Urban Environment, and served for nine years as a member of Standing Advisory Group for Nuclear Application, International Atomic Energy Agency (2004–2012). Professor Zhu is the recipient of many international and Chinese merit awards, including TWAS Science Award 2013 and National Natural Science Award 2009. E-mail: ygzhu@iue.ac.cn